LE BOURGEONNEMENT ÉPIPHYLLE SPONTANÉ DES FOUGÈRES TROPICALES [1]

par

MARGUERITE MARCHAL

RÉSUMÉ : Étude du bourgeonnement épiphylle sur une cinquantaine d'espèces de Fougères tropicales.

Ces « bourgeons » sont constitués, dans les premiers stades, par une protubérance méristématique protégée par des écailles de valeur trichomale; ils sont toujours situés sur une nervure. Ils se développent ensuite en une plantule qui devient un individu semblable à la plante-mère.

Ces « bourgeons » diffèrent, suivant les espèces, par leur localisation, leur morphologie, leur degré de tubérisation, leurs rapports avec la plante-mère, le mode de multiplication réalisé, diversité qui suggère une classification morphologique de ce bourgeonnement. Cette classification se revèle sans rapport direct avec la taxinomie des Filicales, bien que la présence et la morphologie de ces « bourgeons » aient une valeur systématique au niveau de l'espèce.

∴

SUMMARY : Study of epiphyllous buds of about 50 species of tropical ferns.

In the early stages of their development, these buds are composed of a small meristematic protuberance surrounded by epidermal scales; they are always seated on a vein. They develop into a plantlet which becomes similar to the mother-plant.

The buds of the various species differ by their situation, their morphology, the importance of their storage tissues, their relations with the mother-plant; that variety of characters suggests a classification of the types of buds. That classification is not directly related to the taxonomy of the Filicales, though the presence and the morphology of those buds have a value to distinguish the species.

∴

I. INTRODUCTION

LE BOURGEONNEMENT ÉPIPHYLLE EN GÉNÉRAL. TERMINOLOGIE.

Le bourgeonnement épiphylle est la production sur les feuilles d'ébauches qui se développent en un nouvel individu capable de s'enraciner et de vivre indépendamment de la plante-mère. Les « bourgeons »

1. Résumé d'une thèse de 3e Cycle préparée au Laboratoire de Botanique tropicale de la Faculté des Sciences de Paris sous la direction de M. le Professeur SCHNELL.

épiphylles apparaissent ainsi comme des bourgeons adventifs, par opposition aux bourgeons normaux qui sont terminaux ou axillaires.

Comme l'a souligné CHOUARD, le bourgeonnement adventif est soit spontané, soit provoqué. Dans le premier cas, il s'intègre dans le développement de la plante, alors que dans le second, il n'apparaît que sur des feuilles sectionnées, et paraît ainsi le résultat de la levée d'une inhibition existant normalement chez la plante [1].

Représenté dans de nombreux groupes végétaux, depuis les Ptéridophytes jusqu'à divers genres d'Angiospermes, le bourgeonnement épiphylle est particulièrement fréquent chez les plantes grasses et chez les Fougères. McVEIGH (1937) cite environ 200 espèces de Fougères possédant un bourgeonnement épiphylle. Ce nombre élevé donne une idée de l'importance du phénomène dans ce groupe. Il ne s'agit là que de bourgeonnements spontanés. McVEIGH cite, de plus, une trentaine d'espèces chez lesquelles différents auteurs ont signalé un bourgeonnement sur des feuilles isolées ou privées de leur sommet (bourgeonnement provoqué).

La terminologie relative à ces formations varie suivant les auteurs; le plus souvent, le terme *bourgeon* est utilisé; on emploie le terme *bulbille* dans le cas de « bourgeons » nettement tubérisés et bien individualisés; dans les ouvrages de Systématique de langue anglaise, les auteurs utilisent soit le terme *bud* soit le terme *gemma* [2]; divers morphologistes américains ont proposé le terme *embryo;* ce terme nous semble assez descriptif pour caractériser ces formations, mais nous avons conservé provisoirement le terme plus général *bourgeon*, bien qu'il soit appliqué ici à des structures différentes des véritables bourgeons.

Nous utiliserons indifféremment les termes « fronde » ou « feuille », sans préjuger de la valeur morphologique des frondes de Fougères par rapport aux feuilles de Phanérogames. Nous avons appelé f_1, f_2, f_3, les premières feuilles produites par le bourgeon, contrairement à la terminologie de M. et R. SNOW et de WARDLAW en phyllotaxie, pour lesquels l_1 (f_1) correspond à la dernière feuille formée.

HISTORIQUE

Sur le plan morphologique et anatomique, la question du bourgeonnement épiphylle a été développée dans plusieurs ouvrages généraux : SACHS, GOEBEL, VELENOVSKY, WETTSTEIN. En 1934, CHOUARD a publié une importante mise au point de la question.

Chez les Phanérogames, mentionnons les travaux de plusieurs botanistes américains, particulièrement sur les Crassulacées : BEALS (1923), HOWE (1931), NAYLOR (1932), YARBROUGH (1932, 1934). En ce qui concerne les Monocotylédones, rappelons les travaux de CHOUARD.

1. Dans le bourgeonnement provoqué, on distingue deux cas : production de « bourgeons » sur le cal, ce qui est le plus répandu, et production de « bourgeons » à la surface du limbe, aux aisselles des nervures *(Begonia rex)*.

2. Ce terme est aussi utilisé pour désigner des rameaux axillaires caducs chez les Lycopodes (cf. TAKEUCHI, 1962).

Chez les Ptéridophytes, le bourgeonnement épiphylle est amplement mentionné dans les ouvrages de taxinomie (Tardieu-Blot, Alston, Harley) où il est utilisé comme critère spécifique.

Sur le plan structural, il a fait l'objet d'assez nombreux articles de détail : Kunze (1849), Hofmeister (1857), Heinricher (1879 à 1894), Zimmermann (1881), Druery (1822 à 1885), Rostowzew (1894). Kupper, en 1906, a étudié en détail l'anatomie du bourgeonnement chez une dizaine d'espèces de Fougères à bourgeonnement apical, et établi une classification des types de bourgeonnement. Les descriptions et la classification de Kupper paraissent manquer beaucoup de précision. Plus récemment, une étude précise a été faite sur le bourgeonnement d'une Fougère américaine, *Camptosorus rhizophyllus*, par McVeigh en 1934 et 1936 et par Yarbrough en 1936. En 1937, McVeigh a publié une importante mise au point bibliographique du bourgeonnement épiphylle chez les Fougères. Plus récemment, Penon a étudié l'anatomie des « bourgeons » de deux espèces de Fougères, dans le cadre de la question des hélices foliaires.

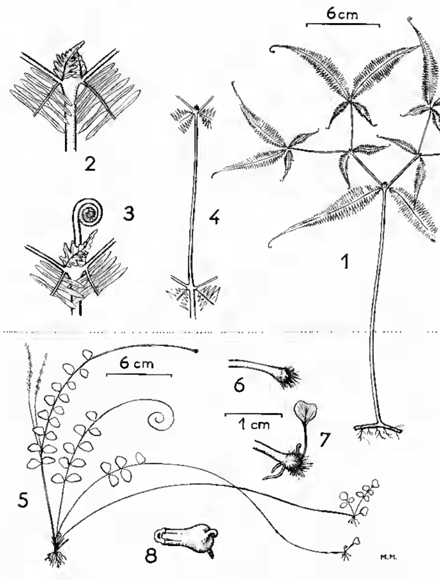
Au point de vue physiologique, le bourgeonnement épiphylle a été surtout étudié chez les Phanérogames. Rappelons les célèbres travaux de Loeb (1926) mettant en évidence le rôle des corrélations chez *Bryophyllum*. Citons également les travaux de Chouard (1930 à 1938), Prévot (1938-1948), Peters (1947). Chez les Fougères, aucune étude physiologique n'a, à notre connaissance, été effectuée sauf le travail de Mme Aviengne (1961) sur l'action de substances morphogènes sur le développement des bourgeons de *Ceratopteris cornuta*.

BUT DU TRAVAIL ET MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Basé sur l'observation de plantes vivantes et sur des coupes anatomiques, le présent travail, limité aux Filicales, décrit le bourgeonnement épiphylle spontané d'un certain nombre de Fougères tropicales, cherche à en dégager les caractères morphologiques et à en préciser le rôle dans la multiplication végétative. Sur ces observations est basé un essai de classification de ces bourgeonnements.

Au point de vue anatomique, nous n'avons fait qu'une étude sommaire de la structure des bourgeons étudiés; de nombreux points restent à préciser, en particulier l'origine histologique de ces formations.

Les espèces étudiées proviennent principalement d'Afrique, mais aussi d'Amérique, d'Asie et d'Océanie. A titre de comparaison, nous avons également examiné plusieurs Fougères tempérées et en particulier *Cystopteris bulbifera* Bernh. Nous avons pu observer le bourgeonnement épiphylle sur des spécimens vivants, en Afrique occidentale pour quelques espèces, mais surtout dans les serres du Muséum National d'Histoire Naturelle, ainsi que dans la serre du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau où nous avons constitué une collection d'une dizaine d'espèces gemmifères. Enfin, une étude poursuivie dans les riches herbiers



Pl. 1. — *Gleichenia linearis* : **1**, une fronde; **2**, **3** et **4**, stades sucessifs du développement du bourgeon. — *Anemia rotundifolia* : **5**, plante-mère; **6** et **7**, stades successifs du développement du « bourgeon »; **8**, « bourgeon » dont on a enlevé les écailles.

du Muséum de Paris nous a permis de compléter utilement notre documentation.

Nous remercions M. le Professeur AUBRÉVILLE, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie au Museum National d'Histoire Naturelle pour l'hospitalité qu'il nous a aimablement accordée dans son établissement; nos remerciements vont également à Mme TARDIEU-BLOT, Sous-Directeur au même laboratoire, qui nous a prodigué de nombreux conseils.

Nous exprimons de nouveau notre profonde gratitude à notre maître, M. le Professeur SCHNELL, qui nous a guidée avec bienveillance au cours de nos recherches.

II. ÉTUDE DU BOURGEONNEMENT CHEZ DIVERSES FOUGÈRES

Les espèces mentionnées sont ordonnées suivant la classification adoptée par ALSTON (1959). Les principales synonymies et l'aire des espèces [1] sont indiquées.

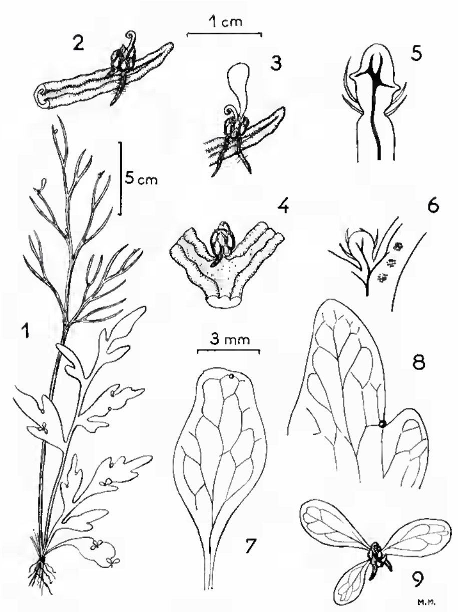
GLEICHÉNIACÉES

Gleichenia linearis (Burm.) Clarke (= *Dicranopteris linearis* (Burm.) Underw., pantrop. Pl. I).

Les frondes de cette espèce, à croissance apparemment indéfinie, arrivent à constituer, dans la végétation secondaire des régions tropicales humides, de grandes draperies. Les frondes (comme celles d'autres espèces du genre) possèdent des « bourgeons » aux fourches de leurs ramifications [2]. Ceux-ci sont protégés par deux lames foliacées, à aspect de stipules, dont la valeur morphologique mériterait d'être discutée. Ils assurent la croissance de la fronde, qui est discontinue, et ne sont donc pas des agents de multiplication végétative. Ils se comportent ainsi comme des bourgeons d'axes, ce qui amène à poser le problème de l'homologie de la fronde de *Gleichenia* avec un système d'axes. Cette interprétation, qui paraît plaider pour l'hypothèse d'une origine caulinaire de la fronde, serait en accord avec le caractère archaïque du genre — en faveur duquel on peut mentionner son aire pantropicale et l'existence du groupe à partir du Trias.

La discontinuité de la croissance de la fronde dans le temps, impliquant une phase de repos des « bourgeons », suggère l'idée d'une dormance de ceux-ci, voire de corrélations inhibitrices, faits comparables à ceux que l'on observe chez des rameaux, et qui sont eux aussi en faveur de son origine à partir d'un système d'axes.

1. Nous utiliserons les abréviations suivantes : pantrop. = pantropical; Af. = Afrique; Am. = Amérique; As. = Asie; Oc. = Océanie; Mad. = Madagascar.
2. HOLTTUM en 1957 a étudié la morphologie de divers genres de Gleichéniacées.



Pl. 2. — *Ceratopteris cornuta* (Beauv.) Lepr. : **1**, plante-mère; **2**, pinnule fertile portant un « bourgeon » subapical; **3**, stade plus avancé du « bourgeon »; **4**, « bourgeon » axillaire; **5**, coupe longitudinale axiale de limbe au niveau d'un « bourgeon » axillaire; **6**, coupe tangentielle de limbe au niveau d'un « bourgeon » axillaire; **7** et **8**, « bourgeons » sur le limbe de frondes primaires; **9**, plantule épiphylle détachée de la plante-mère.

SCHIZAÉACÉES

Anemia rotundifolia Schrad. (Am., Pl. 1), possède trois sortes de frondes :

— frondes terminées par un flagelle effilé, prolongeant le rachis;

— frondes suivantes, dont l'extrémité du flagelle se renfle en une protubérance qui se couvre d'écailles [1];

— frondes fertiles, apparaissant plus tardivement, et présentant également un renflement de l'extrémité du flagelle.

Ce renflement du flagelle qui constitue le « bourgeon », se produit avant que l'extrémité de la fronde, se recourbant, ne touche le sol. A un stade ultérieur, apparaissent des ébauches de racines, abondantes sur la face inférieure, et des ébauches de frondes sur la face supérieure. Ces racines se fixent au sol; la plantule issue du « bourgeon » reste reliée à la fronde-mère jusqu'à ce que cette dernière dépérisse. Ces « bourgeons » paraissent pouvoir être qualifiés, au moins de façon approximative et provisoire, d'apicaux, bien que leur apex ne soit pas situé exactement à l'extrémité du rachis, mais un peu latéralement.

Un mode de bourgeonnement très semblable existe chez *A. radicans* Raddi (Am.).

De nombreuses autres espèces d'*Anemia* ne sont pas prolifères; leurs frondes sont imparipennées. La présence de « bourgeons » possède donc une valeur taxinomique sur le plan spécifique.

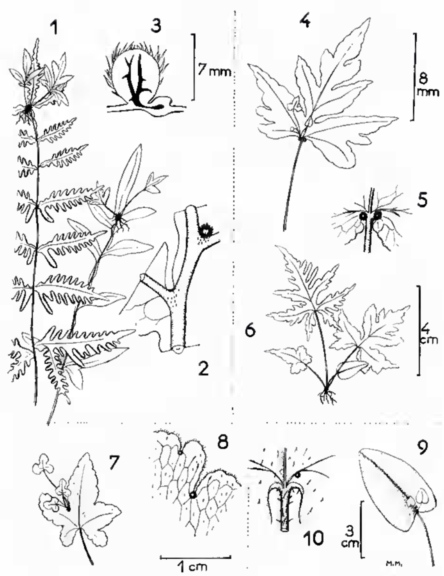
PARKÉRIACÉES

Ceratopteris cornuta (Beauv.) Lepr. (Af., Pl. 2), espèce longtemps rattachée à *C. thalictroides* Brongn., considérée comme pantropicale, est une Fougère aquatique à frondes dimorphes. Frondes stériles et frondes fertiles portent des « bourgeons » insérés sur le limbe, très près de la marge chez les stériles à limbe plan non involuté (fig. 7, 8) et aux aisselles des ramifications chez les frondes fertiles (fig. 4) ou plus rarement dans la région subterminale des segments (fig. 2 et 3). De petite taille, ces « bourgeons » sont protégés par des écailles de nature épidermique bombées et peu nombreuses. Non caducs, ils restent toujours liés à la fronde-mère et s'enracinent lorsque celle-ci dépérit; les plantules feuillées, portées par un fragment de fronde-mère, sont entraînées par l'eau, et assurent la dissémination de l'espèce. Malgré la localisation de ces « bourgeons » à l'aisselle des ramifications chez les frondes fertiles, le bourgeonnement est à qualifier de laminaire.

ADIANTACÉES

De nombreux *Adiantum* sont prolifères, et le type de bourgeonnement est le même chez les diverses espèces étudiées : *A. caudatum* L.

1. Soulignons que les « écailles » qui entourent les « bourgeons » des Fougères sont des formations superficielles qui n'ont rien de commun avec les écailles des bourgeons des plantes supérieures.



Pl. 3. — *Pteris Burtoni* Bak. var. *aethiopica* (Christ) Tard. : **1,** deux frondes, l'une fertile, l'autre stérile; **2,** détail de la localisation du « bourgeon »; **3,** coupe transversale du limbe au niveau du « bourgeon ». — *Doryopteris pedata Fée :* **4,** une fronde gemmifère; **5,** détail de la localisation des « bourgeons »; **6,** plantule épiphylle venant de s'enraciner. — *Hemionitis palmata* L. : **7,** fronde portant une plantule épiphylle; **8,** détail de la localisation des « bourgeons ». — *Hemionitis arifolia* (Burm.) Moore : **9,** fronde portant une plantule épiphylle; **10,** détail de la localisation du « bourgeon ».

(As.), *A. philippense* L. (pantrop.), *A. Schweinfurthii* Kuhn (Af.), *A. soboliferum* Wall. (Af.).

Ce bourgeonnement est très semblable à celui d'*Anemia rotundifolia* décrit plus haut : prolongement du rachis en un flagelle grêle, au sommet duquel se différencie un « bourgeon ». Autant que nos observations nous permettent de conclure, il semble que ce bourgeonnement n'existe que chez des espèces à frondes unipennées ou à limbe entier, c'est-à-dire chez lesquelles le rachis primaire garde sa prééminence.

Le genre *Pteris* lui aussi est riche en espèces prolifères : *P. Burtoni* Bak. (Af., Pl. 3), *P. atrovirens* Willd. (Af.), *P. camerooniana* Kuhn (Af.), *P. prolifera* Hieron (Af.) et *P. similis* Kuhn (Af.) présentent le même type de bourgeonnement : « bourgeon » unique (rarement deux) sur la fronde, à l'aisselle d'une des dernières pennes. Ce « bourgeon » subapical reste toujours lié à la fronde-mère, à laquelle il est largement soudé par sa base; il développe de jeunes frondes et de nombreuses racines et se fixe au sol lorsque la fronde-mère se courbe.

Dans le genre *Doryopteris*, l'espèce américaine *D. pedata* Fée (Pl. 3, fig. 4) a des frondes palmatiséquées qui portent toujours deux « bourgeons » à la base du limbe, de chaque côté du pétiole; la jeune plantule développe plusieurs frondes sur la plante-mère mais nous n'avons pas observé d'abondantes racines comme chez les *Pteris* [1].

Un type de bourgeonnement comparable est réalisé chez *Hemionitis arifolia* (Burm.) Moore Pl. 3, fig. 9), dont les frondes portent un seul « bourgeon » localisé sur le limbe, sur une nervure secondaire très proche de la nervure principale; chez l'espèce *H. palmata* L. (fig. 7 et 8), au contraire, les « bourgeons » sont nombreux et localisés sur la marge du limbe, dans les sinus, mais un seul se développe en plantule, les autres restant à l'état d'ébauches.

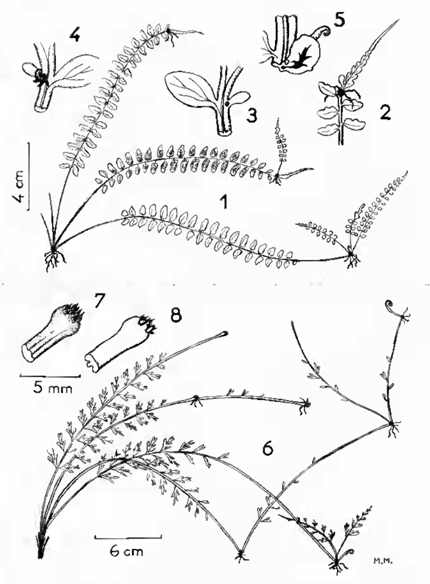
ASPLÉNIACÉES

Cette vaste famille est riche en espèces gemmifères et les types de bourgeonnement rencontrés sont d'une grande diversité.

Chez l'espèce asiatique *Asplenium prolongatum* Hook. (Pl. 4), les frondes étroites, en rosette, ont un bourgeonnement comparable à celui d'*Anemia rotundifolia* et réalisent un marcottage en arceaux; l'espèce africaine *A. vagans* Bak. a le même type de bourgeonnement.

Les deux espèces africaines *A. Barteri* Hook. (Pl. 4) et *A. Dregeanum* Kze. (Pl. 5) dont les frondes ont aussi un limbe étroit à rachis épais, réalisent elles aussi un marcottage en arceaux, et divers auteurs ont signalé leur bourgeonnement comme étant apical; mais la localisation du « bourgeon » est ici nettement subapicale, le « bourgeon » étant situé

1. Ce type de bourgeonnement est tout à fait comparable à celui de la Saxifragacée américaine *Tolmiea Menziezii* Torr. & Gray dont les feuilles produisent des pousses à la base du limbe (Pl. 14).



Pl. 4. — *Asplenium Barteri Hook.* : **1**, plante-mère; **2**, partie supérieure d'une fronde portant un « bourgeon »; **3** et **4**, stades successifs du développement du « bourgeon ». — *Asplenium prolongatum Hook.* : **6**, plante-mère ; **7** et **8**, extrémité du rachis gemmifère, faces supérieure et inférieure.

à l'aisselle d'une des dernières pennes. Certaines de ces frondes ont l'aspect de stolons (rachis épais, pennes réduites, parfois absentes) comme c'est le cas pour le bourgeonnement apical; cette morphologie particulière a été signalée par GOEBEL.

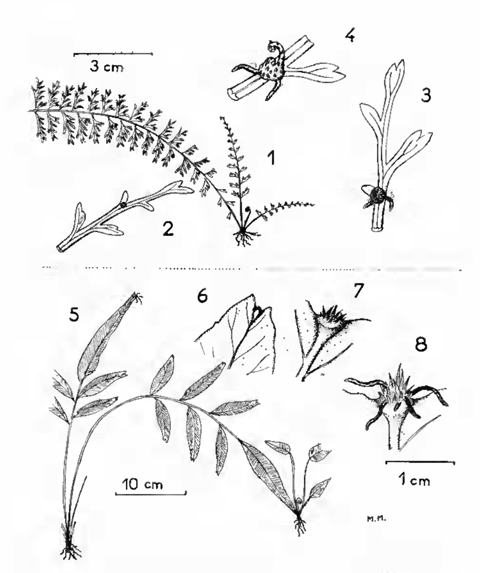
Chez *A. variabile* Hook. (Af., Pl. 6), dont les frondes sont polymorphes, seules les frondes primaires [1], courtes et à limbe entier, sont gemmifères; l'unique « bourgeon » est localisé dans la région subapicale du limbe, à l'aisselle d'une nervure secondaire.

Les frondes d'*A. emarginatum* Beauv. (Af., Pl. 5) ressemblent assez à celles de l'espèce précédente mais ici le bourgeonnement est nettement apical : il y a un « bourgeon » à l'apex émarginé de chaque penne, constitué par un renflement à l'extrémité de la nervure. Seul le « bourgeon » de la penne terminale se développe en plantule, alors que ceux des pennes latérales restent à l'état d'ébauches ne produisent pas de frondes ni de racines; le même gradient se rencontre chez d'autres espèces *(A. variabile, Ceratopteris cornuta)* dont les « bourgeons » les mieux développés sont ceux de l'extrémité de la fronde. Sans écarter l'hypothése d'une cause de nature hormonale, on peut expliquer ce gradient simplement par le fait que les « bourgeons » de l'extrémité de la fronde sont plus proches du sol, la fronde-mère étant recourbée. Signalons que par contre, ce gradient est inverse chez d'autres Fougères *(Tectaria, Diplazium, Cystopteris)*, où les « bourgeons » de la base de la fronde sont les mieux développés; notons que les « bourgeons » de ces dernières espèces sont des « bourgeons » caducs.

A. gemmiferum Schrad., *A. longicauda* Hook., *A. blastophorum* Hier., *A. Annetii* Alston et *A. vivipariοides* Kuhn, ont toutes un bourgeonnement subapical.

A. bulbiferum Forst. (Oc., Pl. 6) et *A. viviparum* (L. f.) Pr. (Mad., Pl. 7), espèces dont les frondes sont très comparables, ont le même type de bourgeonnement, si bien qu'elles sont souvent confondues. Leurs frondes très ramifiées en segments linéaires, portent de nombreux « bourgeons », trés peu tubérisés, insérés sur la nervure médiane des segments. Ces « bourgeons » commencent leur développement sur la plante-mère et les jeunes plantes tombent lorsqu'elles comportent 3 à 5 frondes; les racines ne sont que très peu développées — 1 mm de longueur. Nous avons distingué quelques différences dans le bourgeonnement de ces deux espéces, notamment dans la forme et le comportement des plantules : les jeunes frondes des « bourgeons » d'*A. bulbiferum* sont plus grandes, pétiolées et à limbe découpé, tandis que celles d'*A. viviparum* sont petites, sessiles, à limbe entier; les plantules de cette dernière tombent très facilement de la plante-mère alors que celles d'*A. bulbiferum* y persistent très longtemps. On peut ainsi distinguer les deux espèces par leur bourgeonnement épiphylle.

1. Certains auteurs emploient le terme « stérile » pour qualifier les premières frondes produites; signalons aussi le terme « trophophylle » utilisé parfois pour désigner ces premières frondes.



Pl. 5. — *Asplenium Dregeanum Kze.* : **1**, partie supérieure d'une fronde gemmifère; **2, 3** et, **4** différents stades du développement du « bourgeon ». — *Asplenium emarginatum* Beauv. : **5**, plante-mère; **6**, extrémité d'une penne jeune; **7** et **8**, deux stades du développement du « bourgeon ».

THELYPTÉRIDACÉES

Ampelopteris prolifera Copel. (pantrop., Pl. 8) a des frondes à croissance prolongée [1] dont certaines pennes (environ une sur quatre) portent un « bourgeon » s'enracinent facilement et la fixent au sol, puis vivent indépendamment lorsqu'elle dépérit.

ATHYRIACÉES

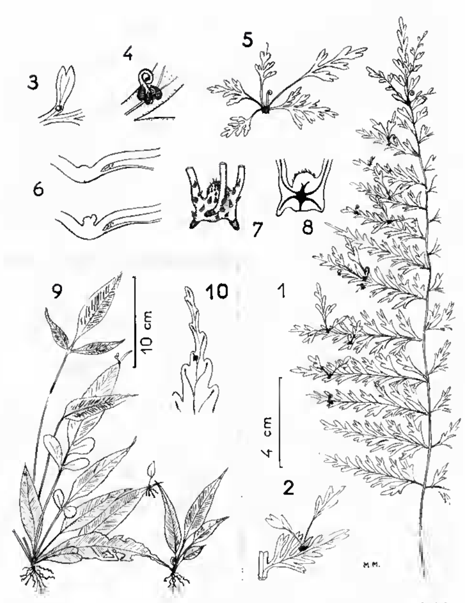
Diplazium proliferum Kaulf. (= *Athyrium proliferum* Milde, Af., Pl. 8). Chez cette espèce, les « bourgeons » sont axillaires comme chez la précédente, mais on en rencontre un à chaque penne, inséré sur la face supérieure du rachis; ils s'individualisent rapidement en une bulbille caduque très tubérisée, contrairement au cas précédent. Cette bulbille présente deux lobes symétriques qui sont les bases des deux premières frondes; entre ces deux lobes on distingue l'apex de la plantule protégé par un indumentum écailleux, d'où partiront les feuilles suivantes.

Cystopteris bulbifera Bernh. (Am. du Nord, Pl. 8). Nous avons décrit le bourgeonnement de cette espèce tempérée, car son bourgeonnement est comparable à celui de l'espèce tropicale précédente. Toutefois, les bulbilles sont ici portées par la face inférieure du rachis, elles ont un aspect plus globuleux car les bases des deux premières feuilles, très tubérisées, ne développent pas de limbe, d'où le terme « cotylédons » que leur ont donné les auteurs américains. L'apex du « bourgeon » est situé à sa base, entre les deux « cotylédons ».

LOMARIOPSIDACÉES

Nous n'avons pas constaté de « bourgeons » épiphylles dans le genre *Lomariopsis ;* par contre, le genre *Bolbitis* (Pl. 9) comporte de nombreuses espèces gemmifères. Les cinq espèces africaines *B. acrostichoides* (Afz.) Ching, *B. salicina* (Hook.) Ching, *B. gaboonensis* (Hook.) Alston, *B. gemmifer* (Hier.) C. Chr. (Pl. 9) ont un bourgeonnement subapical; *B. auriculata* Alston possède un bourgeonnement apparemment axillaire, tandis que l'espèce asiatique *B. heteroclita* (Pr.) Ching (= *Leptochilus heteroclitus* C. Chr. = *Acrostichum flagelliferum* Pr.) a un type de bourgeonnement laminaire. Le limbe des frondes de cette dernière espèce produit d'assez nombreux « bourgeons », mais seuls les « bourgeons » de la partie terminale de la fronde se développent en plantule; ainsi, au premier abord, on peut considérer le bourgeonnement de cette espèce comme subapical, les « bourgeons » qui ne sont pas à l'extrémité de la fronde étant très peu développés (ou inexistants si la plante vit dans un milieu sec).

1. Copeland (1947) décrit à propos d'*Ampelopteris :* « lamina growing indefinitely ». Nous avons pu observer en serres des frondes dépassant 1 mètre.



Pl. 6. — *Asplenium bulbiferum* Forst. : **1**, fronde gemmifère; **2**; penne portant une plantule épiphylle; **3**, pinnule portant un jeune « bourgeon »; **4**, « bourgeon » caché par ses écailles, ayant produit une jeune frende; **5**, plantule épiphylle venant de tomber de la plante-mère; **6**, deux coupes longitudinales axiales du limbe d'une pinnule portant un « bourgeon » (face supérieure) et un sore (face inférieure); **7**, base d'une plantule épiphylle; **8**, coupe axiale de **7**. — *Asplenium variabile* Hook. : **9**, plante-mère; **10**, extrémité d'une fronde portant un jeune « bourgeon ».

ASPIDIACÉES

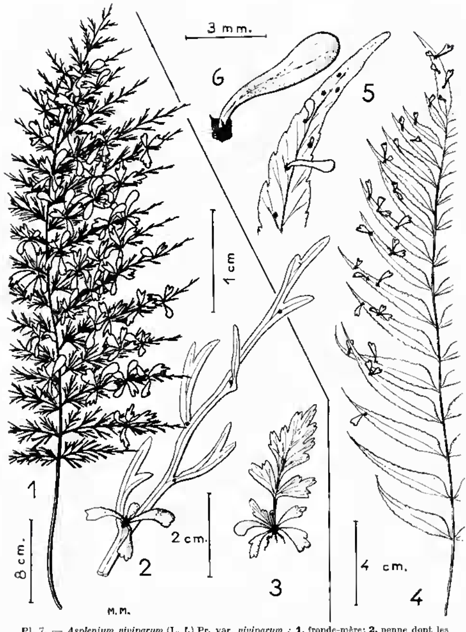
Les quatre fougères suivantes : *Dryopteris decomposita* Kze., d'Asie, *D. Manniana* (Hook.) C. Chr., d'Afrique (Pl. 10), *Polystichum aculeatum* Schott, pantropicale, et *Ctenitis subcoriacea* (C. Chr.) Alston, d'Afrique, ont un port comparable et un bourgeonnement subapical; le « bourgeon », situé dans la région de la fronde qui est très découpée, peut atteindre une taille de plusieurs centimètres, par suite de sa tubérisation et d'un indumentum écailleux très important.

Chez *Ctenitis Jenseniae* (C. Chr.) Tard. (Af., Pl. 11), le bourgeonnement est très différent : les frondes portent de nombreuses bulbilles caduques, insérées sur la face inférieure des segments, comme les sores, avec lesquels elles coexistent. Ces bulbilles ont une forme allongée qui rappelle le rhizome de la plante-mère; elles produisent quelques jeunes frondes, puis, se détachant de la plante-mère, tombent et s'enracinent. *C. Buchholzii* (Kuhn) Alston (= *Tectaria Buchholzii* Copel., Af., Pl. 11) possède un type de bourgeonnement un peu différent, apparemment axillaire, les bourgeons étant insérés sur la marge du limbe de chaque penne, très près du rachis; ces « bourgeons » ont aussi une forme allongée comme ceux de l'espèce précédente.

Tectaria gemmifera Alston et *T. fernandensis* (Bak.) C. Chr. (Pl. 12), deux espèces africaines très voisines, ont le même type de bourgeonnement : les frondes portent dans leur région supérieure des « bourgeons » insérés sur une fine nervure, très proches du rachis principal; alors que dans les espèces précédentes, les bourgeons se trouvaient exclusivement sur la face supérieure (inférieure chez *Ctenitis*), ici, on en trouve sur les deux faces. Dans les premiers stades, ils apparaissent sous forme d'une petite masse globuleuse de quelques mm., puis il se développe deux lobes symétriques qui sont les deux premières feuilles (fig. 4); ces deux premières feuilles ne développent jamais de limbe sur la fronde-mère [1], mais le « bourgeon » se tubérise de façon importante et lorsqu'il a atteint environ 1 centimètre, il tombe. Là, deux cas peuvent se produire : les limbes des deux premières feuilles f_1 et f_2 se développent d'abord, et ensuite les feuilles suivantes f_3, f_4,... émergent de la dépression située entre les deux lobes; mais souvent, au cours de la chute et du transport de la bulbille, les apex des deux premières feuilles ayant été traumatisés, ces dernières ne développent pas de limbe et ainsi les deux premières feuilles qui apparaissent sont f_3 et f_4 (fig. 5 et 6). Les racines apparaissent plus tardivement, fait qui peut être en relation avec la forte tubérisation de ces « bourgeons ». Les cellules qui constituent la bulbille sont remplies de grains d'amidon.

Chez la Fougère américaine *Fadyenia Fadyenii* (Mett.) C. Chr. (= *F. prolifera* Hook.) (Pl. 12), à frondes polymorphes en rosette, seules les frondes stériles, périphériques, sont gemmifères; le « bourgeon » est apical, constitué par un renflement de l'extrémité du rachis; celui-ci

1. Sauf quelques cas exceptionnels.



Pl. 7. — *Asplenium viviparum* (L. f.) Pr. var. *viviparum* : **1**, fronde-mère; **2**, penne dont les segments portent chacun un « bourgeon »; **3**, plantule épiphylle venant de s'enraciner. — *A. viviparum* var. *lineatum* : **4**, fronde gemmifère; **5**, détail d'une penne gemmifère; **6**, « bourgeon » ayant produit une jeune fronde.

n'est pas allongé en flagelle, mais, au contraire, comme chez *Asplenium emarginatum*, le « bourgeon » est situé dans le sinus apical du limbe.

Mais ici, contrairement au cas de cette dernière espèce, on remarque une spécialisation très nette des frondes : les premières frondes formées, qui sont les plus externes, ont un limbe acuminé, recourbé vers le sol, une nervure très épaisse et sont gemmifères, tandis que les frondes plus récentes, qui sont au centre de la rosette, ont un limbe plus large et spatulé, sans nervure principale importante, portent les sores et ne sont pas gemmifères.

BLECHNACÉES

Les deux espèces *Woodwardia orientalis* Sw. et *W. radicans* (L.) Sm. (Pl. 13) ont un port comparable et sont souvent confondues, mais leur type de bourgeonnement est très différent : les frondes de la première portent un seul « bourgeon » subapical très tubérisé, et recouvert d'un épais feutrage d'écailles, tandis que chez la seconde, les « bourgeons » sont nombreux, insérés sur le limbe des segments, très peu tubérisés et caducs. Ici encore, le bourgeonnement épiphylle est un caractère systématique très utile si l'on dispose de frondes gemmifères.

III. CONCLUSIONS SUR LA STRUCTURE DES BOURGEONS

A part le cas des *Gleichenia*, qui est très particulier, toutes les formations que nous avons mentionnées sous le nom de « bourgeons » ont une structure comparable et un développement homologue : elles comportent un apex, un système vasculaire relié à celui de la fronde-mère, produisent des feuilles et des racines et elles sont protégées par un indumentum écailleux à valeur trichomale.

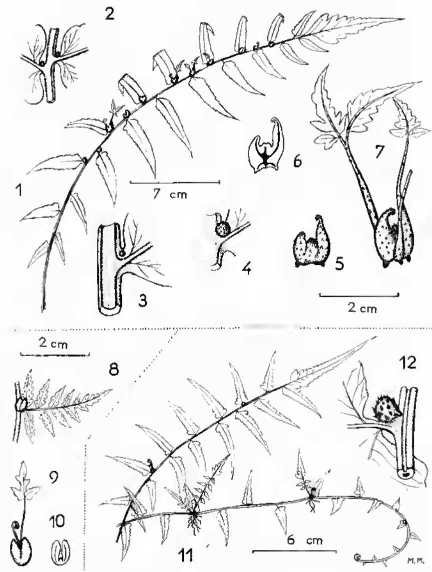
Dans les stades les plus jeunes que nous avons pu observer, ces « bourgeons » sont constitués par un renflement méristématique recouvert d'écailles plus ou moins denses; ensuite apparaissent les primordia foliaires et les ébauches de racines.

A partir de ce stade, la morphologie de ces « bourgeons » diffère suivant les espèces par suite surtout de la tubérisation plus ou moins marquée qui les affecte. Cette tubérisation est très faible dans les cas de bourgeonnement apical; dans les autres cas, son importance est variable suivant les espèces. Dans les cas de forte tubérisation, les « bourgeons » pouvant atteindre plusieurs centimètres d'épaisseur, elle a une localisation variable (cf. Pl. 14) :

— Chez *Clenitis*, *Tectaria*, elle affecte surtout l'axe, avant l'émission des premières feuilles (fig. 2);

— Chez *Diplazium proliferum*, elle affecte à la fois l'axe et les bases des deux premières feuilles (fig. 3);

— Chez *Cystopteris*, elle affecte seulement les deux premières feuilles (fig. 4).



Pl. 8. — *Diplazium proliferum* Kaulf : **1**, fronde gemmifère; **2** et **3**, détail de la localisation des « bourgeons »; **4**, bourgeon à un stade jeune; **5**, « bourgeon » à un stade plus avancé (on remarque 2 ébauches de racine à la base des 2 lobes correspondant aux bases des 2 premières feuilles); **6**, coupe axiale de **5**; **7**, plantule épiphylle venant de se détacher de la plante-mère (même échelle pour **4**, **5**, **6** et **7**). — *Cystopteris bulbifera* Bernh. : **8**, penne portant un « bourgeon « axillaire; **9**, « bourgeon » venant de tomber de la plante-mère et ayant développé 2 jeunes frondes; **10**, coupe axiale d'un » bourgeon ». — *Ampelopteris prolifera* Copel. : **11**, deux frondes gemmifères; **12**, un « bourgeon » à un stade jeune.

La taille des frondes issues des « bourgeons » est, pour la plupart des espèces, très inférieure à celle de la fronde-mère; leur limbe a, chez quelques espèces, une forme très simple (limbe entier, spatulé, à nervation dichotomique — cf. Pl. 6, 7, 13). Mais chez de nombreuses autres espèces, notamment celles où les « bourgeons » ne sont pas tubérisés et réalisent un marcottage, ces premières frondes ont une morphologie très semblable à celle de la fronde-mère (Pl. 5, 10). Il serait intéressant de comparer les premières frondes des plantules épiphylles avec celles des plantules provenant de la reproduction sexuée.

En ce qui concerne la phyllotaxie et l'ordre d'apparition des feuilles de ces « bourgeons », on distingue deux cas : chez plusieurs espèces à « bourgeons » tubérisés *(Tectaria, Diplazium, Cystopteris)*, les feuilles semblent se développer par paires; mais dans la plupart des cas, on ne distingue pas cette symétrie bilatérale, le « bourgeon » étant constitué, dans ses premiers stades, seulement par la première feuille et une racine (cf. *Asplenium bulbiferum*, Pl. 6), structures rappelant celles qui avaient été mentionnées à l'appui de la théorie de la phyllorhize.

L'ordre d'apparition et le nombre des racines varient aussi beaucoup suivant les espèces. Chez la plupart des espèces à « bourgeons » caducs, les racines, peu nombreuses n'apparaissent que tardivement, après la formation des premières feuilles, qu'elles semblent parfois prolonger (cf. *Diplazium proliferum*, Pl. 8). Au contraire, chez les espèces qui se marcottent, les racines sont nombreuses et apparaissent avant les feuilles (cf. *Pteris Burtoni*, Pl. 3, *Ampelopteris prolifera*, Pl. 8).

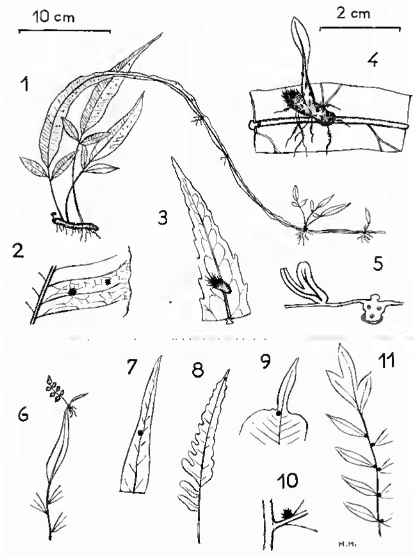
A l'apex des « bourgeons » dont nous avons étudié l'anatomie, nous avons toujours observé, sur des coupes longitudinales axiales, une cellule apicale triangulaire, nettement plus grosse que les cellules voisines.

Au sujet des tissus conducteurs des « bourgeons », nos observations sont conformes à celles de Penon qui distingue, à la base du « bourgeon » une « solénostèle qui se résoud rapidement en une dictyostèle »; cette solénostèle est toujours reliée à la stèle de la fronde-mère qui supporte le « bourgeon ». Nous nous proposons par la suite d'étudier les modalités de ce raccord.

Ces formations sont donc des bourgeons particuliers qui ne correspondent pas exactement à la définition classique; nous proposons de leur appliquer, plutôt que le terme de « *bourgeon* » qui implique le développement en un rameau, le nom de « *gemme* », déjà utilisé par les auteurs anglo-saxons *(gemma)* et moins restrictif que le précédent, puisque leur développement aboutit, non à un rameau, mais à une plante entière.

IV. LES DIVERS TYPES DE BOURGEONNEMENT

Les divers modes de bourgeonnement décrits se différencient surtout par leur localisation sur la fronde et l'importance de la tubérisation des « bourgeons ». Il n'y a d'ailleurs aucun parallélisme entre ces deux ordres de faits, la tubérisation n'étant pas toujours liée à une localisation



Pl. 9. — *Bolbitis heteroclita* (Pr.) Ching : **1,** plante-mère; **2,** partie d'une penne comportant 2 « bourgeons » jeunes; **3,** extrémité d'une fronde jeune portant un « bourgeon »; **4,** « bourgeon » ayant produit une jeune fronde; **5,** coupe transversale du limbe au niveau d'un « bourgeon ». — *B. salicina* (Hook.) Ching : **6,** partie supérieure d'une fronde portant une plantule épiphylle (les pennes de la première feuille de cette plantule sont plus découpées que celles de la fronde-mère). — *B. acrostichoides* (Afz.) Ching : **7,** extrémité de fronde gemmifère. — *B. Laurentii* (Christ) Alston : **8,** limbe d'une fronde; **9,** détail de la localisation du « bourgeon ». — *B. auriculata* Aston : **10,** localisation du « bourgeon »; **11,** limbe d'une fronde gemmifère : il y a un « bourgeon » à la base de chaque penne.

déterminée de l'ébauche. Outre ces deux critères de la localisation et du degré de tubérisation du « bourgeon », d'autres caractères peuvent servir de base à une classification de ces divers aspects du bourgeonnement : le mode de multiplication (marcottage ou dispersion), la morphologie des « bourgeons », leurs rapports avec la plante-mère.

Nous avons opté pour une classification basée sur la localisation du « bourgeon »; on distingue ainsi quatre types principaux :

1. Bourgeonnement apical : la masse du « bourgeon » est constituée par un renflement de l'extrémité du rachis; la fronde, stoloniforme chez certaines espèces, se recourbe vers le sol et le « bourgeon » s'enracine, réalisant un marcottage naturel. A l'intérieur de ce groupe, on distingue plusieurs cas :

- un seul « bourgeon » par fronde :
  - rachis allongé en flagelle au-delà des pennes (*Anemia rotundifolia*, Pl. 1).
  - rachis non allongé en flagelle, le « bourgeon » se trouvant à l'apex de la fronde (*Fadyenia prolifera*, Pl. 12).
- plusieurs « bourgeons » par fronde, un à l'extrémité de chaque penne (*Asplenium prolongatum*, Pl. 4).

2. Bourgeonnement subapical : c'est le type le plus fréquent; le mode de multiplication est aussi un marcottage; il y a un, rarement deux « bourgeons » par fronde; on distingue :

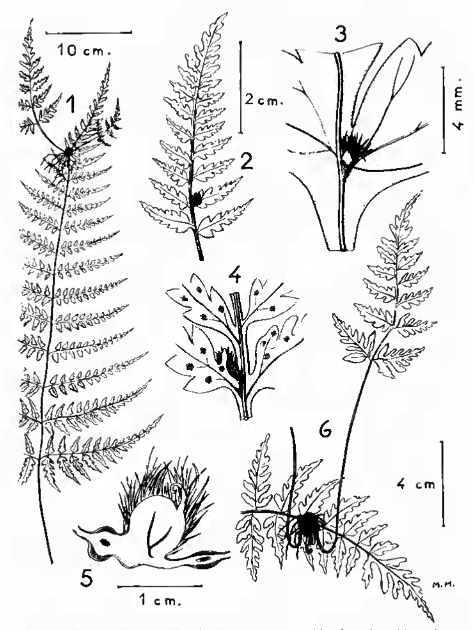
- « bourgeons » peu tubérisés (taille pouvant atteindre quelques mm) portés par une fronde plus ou moins stoloniforme (pennes réduites, rachis épais), marcottage précoce (*Asplenium Barteri*, Pl. 4).
- « bourgeons » tubérisés (plusieurs cm) portés par une fronde deltoïde dressée, le marcottage ne se réalisant que lorsque la fronde est âgée (*Dryopteris Manniana*, Pl. 10).

3. Bourgeonnement axillaire : nombreux « bourgeons » sur le rachis, à l'aisselle des pennes.

- « bourgeons » peu tubérisés, fronde plus ou moins stoloniforme, marcottage (*Ampelopteris prolifera*, Pl. 8).
- « bourgeons » toujours caducs et tubérisés (*Diplazium proliferum*, Pl. 8);

4. Bourgeonnement laminaire : nous groupons dans cette catégorie tous les cas où les « bourgeons » sont portés non par le rachis, mais par une fine nervure, plus ou moins éloignée du rachis; on y distingue de nombreuses variantes :

- « bourgeons » le long du rachis, en séquence acropète, sur une fine nervure tertiaire, très proche du rachis (*Tectaria*, Pl. 12);
- « bourgeons » répartis sur toute la surface de la fronde (*Asplenium bulbiferum*, *Woodwardia orientalis*, Pl. 6 et 13);
- « bourgeons » marginaux (*Hemionitis palmata*, Pl. 3).



Pl. 10. — *Drgopteris Manniana* (Hook.) C. Chr. : **1**, fronde gemmifère; **2**, partie supérieure d'une fronde portant un « bourgeon » jeune; **3**, détail de la localisation du « bourgeon »; **4**, fragment de fronde au niveau du « bourgeon », face inférieure; **5**, coupo transversalo du limbe au niveau d'un « bourgoon »; **6**, extrémité d'une fronde recourbée vers le sol (l'apex du « bourgeon » était dirigé vers le soi et les jeunes frondes se sont redressées).

Entre ces principaux types nettement déterminés, il y a des cas intermédiaires, par exemple : *Doryopteris pedata*, *Bolbitis heteroclita* [1].

Cette classification se révèle sans relation avec la systématique, comme on peut le voir sur le tableau I où nous avons cité les espèces étudiées, leur type de bourgeonnement (localisation du « bourgeon ») et leur degré de tubérisation.

En résumé, on peut dégager de cet ensemble polymorphe deux grandes tendances : les « bourgeons » qui réalisent un marcottage, et, d'autre part, ceux qui sont caducs et destinés à être dispersés.

V. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Le présent travail apporte une liste de Fougères à bourgeonnement foliaire, précise les caractères morphologiques de ces « bourgeons » et décrit les processus par lesquels ceux-ci assurent la multiplication végétative de la plante. Bon nombre des espèces mentionnées n'avaient pas encore fait l'objet d'une étude morphologique; pour d'autres, comme certains *Tectaria*, le développement des « bourgeons » n'avait, à notre connaissance, pas encore été suivi.

1. LES TYPES DE BOURGEONNEMENT ET LA TAXINOMIE

Au niveau de l'espèce, le bourgeonnement épiphylle est un caractère systématique valable : la présence de ces « bourgeons »[2] et leur morphologie étant caractéristiques d'une espèce donnée, ce caractère est largement employé dans les flores et clefs de détermination. Mais il n'apparaît pas de relation entre les types de bourgeonnement et les grandes divisions taxinomiques (cf. tableau 1) : on trouve les mêmes types de « bourgeons » à des niveaux très divers dans la classification systématique, et inversement, plusieurs types différents cœxistent dans une même famille et dans un même genre, par exemple le genre *Asplenium* qui comporte des espèces à bourgeonnement apical, subapical et laminaire, — diversité qui n'est peut-être qu'une expression de la grande variabilité morphologique de ce genre énorme.

Ainsi, le bourgeonnement épiphylle, utile pour distinguer les espèces, n'a pas de signification sur le plan des taxa de rang élevé [3].

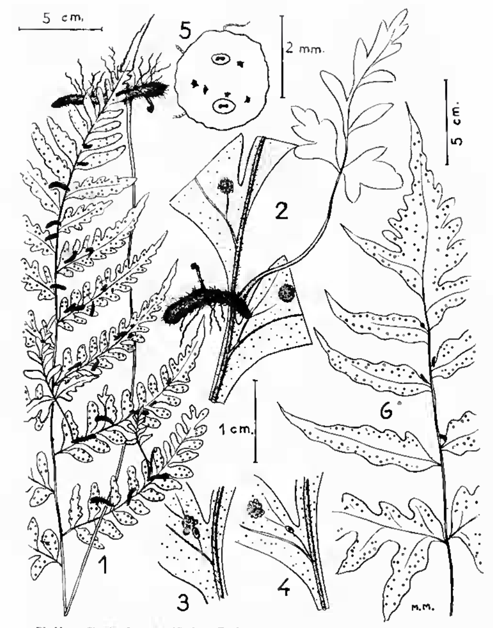
2. PROBLÈMES MORPHOLOGIQUES POSÉS PAR LES BOURGEONS ÉPIPHYLLES

Les problèmes morphologiques diffèrent suivant le type de bourgeonnement.

1. Les « bourgeons » de cette espèces sont laminaires, mais seul le « bourgeon » se trouvant dans la région subapicale de la fronde se développe en plantule.

2. Nous avons toujours observé une constance remarquable des caractères du bourgeonnement au sein d'une même espèce; par ailleurs, rappelons que dans une espèce gemmifère, toutes les frondes ne portent pas de « bourgeons ».

3. Notons toutefois que les cas de « bourgeons » tubérisés destinés à se détacher pour être dispersés sont plus abondants dans les groupes évolués (tableau 1).

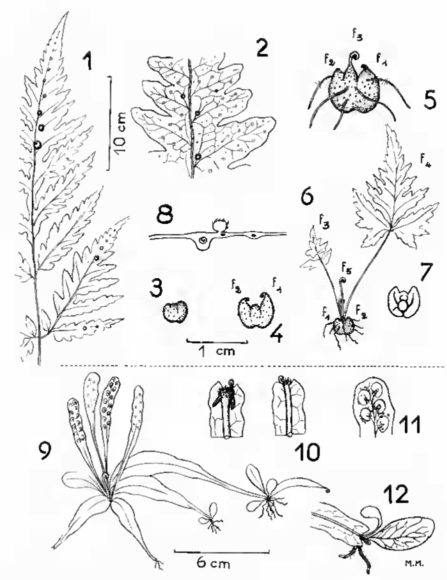


Pl. 11. — *Ctenitis Jenseniae* (C. Chr.) **Tard. : 1,** fronde-mère; **2,** plantule épiphylle sur la plante-mère; **3** et **4,** diverses localisations du « bourgeon » (nous n'avons représenté que la cicatrice du « bourgeon »); **5,** coupe transversale du « bourgeon ». — *C. Buchholzii* (Kühn) Alston : **6,** fronde-mère dont les « bourgeons » semblent axillaires.

TABLEAU 1

Espèces classées dans l'ordre systématique		Type de bourgeonnement				Degré de tubérisation
Familles	Espèces	ap.	su.	ax.	la.	
Gleicheniacées	Gleichenia linearis :	×				0
Schizeacées	Anemia rotundifolia, A. radicans :	×				0
Parkeriacées	Ceratopteris cornuta :				×	0
Adiantacées	Adiantum caudatum, A. philipense, A. Schweinfurthii, A. soboliferum :	×				0
	Pteris Burtoni, P. atrovirens, P. camerooniana, P. prolifera, P. Preussii, P. similis :		×			t
	Doryopteris pedata :			?	?	0
	Hemionitis palmata, H. arifolia :				×	0
Aspleniacées	Asplenium Barteri, A. blastophorum, A. Dregeanum, A. gemmiferum A. longicauda, A. variabile, A. viviparioides :		×			t
	A. prolongatum, A. vagans, A. emarginatum :	×				0
	A. bulbiferum, A. viviparum :				×	t
Thelypteridacées	Ampelopteris prolifera :			×		0
Athyriacées	Cystopteris bulbifera, Diplazium proliferum :			×		tt
Lomariopsidacées	Bolbitis acrostichoides, B. salicina, B. gaboonensis, B. gemmifer :		×			0
	B. heteroclita :		?		?	t
Aspidiacées	Dryopteris decomposita, D. Manniana, Polystichum aculeatum :		×			tt
	Ctenitis Jenseniae :				×	tt
	C. Buchholzii :			×		t
	C. subcoriacea :		×			tt
	Tectaria gemmifera, T. fernandensis :				×	tt
	Fadyenia Fadyenii :	×				0
	Woodwardia radicans :		×			tt
	W. orientalis :				×	0

Nous avons suivi la classification d'Alston (1959) pour l'ordre des familles et les noms des espèces. — ap. : apical; su. : subapical; ax. : axillaire; la. : laminaire; t. : tubérisé; tt : très tubérisé.



Pl. 12. — *Teclaria gemmifera* Alston : **1**, fronde gemmifère; **2**, détail de la localisation des « bourgeens »; **3** et **4**, deux stades successifs du développement des « bourgeons »; **5**, bourgeons » commençant à germer : la 3e fronde est à l'état de cresse; de nombreuses racines ont » percé » la parol du » bourgeon »; **6**, stade suivant : le « bourgeon » s'est développé en plantule; **7**, ceupe longitudinale de 4; **8**, coupe transversale du limbe au niveau d'un » bourgeon » jeune. — *Fadyenia Fadyenii* (Mett.) C. Chr. : **9**, plante-mère; **10**, extrémité de fronde stérile, face inférieure à gauche, supérieure à droite; **11**, extrémité de fronde fertile; **12**, extrémité de fronde portant une plantule.

A propos des « bourgeons » apicaux se pose la question de l'origine de l'apex du bourgeon : l'apicale du « bourgeon » est-elle la même que celle de la fronde-mère ou est-elle différente? Dans ce dernier cas, le « bourgeon » serait en réalité subapical. Cette question a été étudiée par plusieurs botanistes (KUPPER, YARBROUGH, MC VEIGH) dont les résultats ne concordent pas.

Les cas de bourgeonnement subapical posent aussi un problème au sujet du déterminisme de la présence de ce « bourgeon » à l'aisselle d'une penne supérieure de la fronde : on peut se demander pourquoi cette penne particulière porte un « bourgeon » alors que les pennes voisines, identiques, n'en possèdent pas; on peut penser que le « bourgeon » se forme lorsque la fronde a atteint un seuil donné de développement.

Ce problème ne se pose pas pour les espèces à bourgeonnement axillaire dont toutes les pennes portent un « bourgeon », sauf pour le cas d'*Ampelopteris prolifera* où on trouve un « bourgeon » toutes les 4 ou 5 pennes, ce qui suggèrerait une certaine périodicité dans l'induction des « bourgeons » au cours de la croissance de la fronde.

Enfin, le cas des « bourgeons » laminaires nous rapproche des « bourgeons » épiphylles qu'on trouve chez les Phanérogames : ils ne se trouvent plus sur le rachis principal mais sur une fine nervure; un bon exemple de cette analogie est fourni par les deux espèces *Doryopteris pedata* (Filicale) et *Tolmiea Menziesii* (Saxifragacée), dont l'aspect des feuilles et le mode de bourgeonnement sont très comparables (Pl. 14).

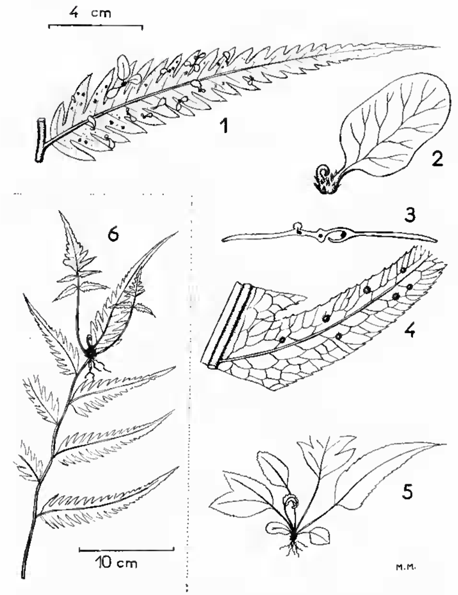
Cette analogie entre les « bourgeons » épiphylles des Fougères et ceux des Phanérogames est un argument en faveur de l'origine télomique des frondes et même des feuilles en général; ajoutons que la plupart des « bourgeons » observés ont une localisation axillaire, le « bourgeon » se trouvant dans la grande majorité des cas, au point de divergence de deux nervures, même lorsqu'il s'agit de bourgeons du type laminaire.

Par ailleurs, la disposition des racines semblant prolonger les frondes des « bourgeons » chez certaines espèces évoque la théorie de la phyllorhize [1]. Dans leurs stades très jeunes, ces « bourgeons » sont constitués par une masse globuleuse pourvue d'un apex; dans un stade ultérieur, ils comportent une fronde et une racine; le problème se pose de savoir si l'apex initial est celui de la première fronde ou celui de la tige de la plantule épiphylle. Nous espérons pouvoir préciser ce point prochainement par l'étude anatomique des stades jeunes.

3. PROBLÈMES PHYSIOLOGIQUES

Chez *Gleichenia*, où les « bourgeons » assurent la croissance de la fronde, on note une discontinuité de cette croissance : entre les phases de croissance, aboutissant à la formation de nouvelles pennes, prennent place des périodes de repos; il semblerait qu'à ce moment les « bourgeons »

1. On sait que CHAUVEAUD a établi, en partie, sa théorie de la phyllorhize sur l'exemple de *Ceratopteris cornuta* Lepr. LACHMANN (1889) avait déjà signalé cet exemple et souligné que c'était là un cas isolé chez les Fougères.



Pl. 13. — *Woodwardia orientalis* Sw. : **1**, penne gemmifère; **2**, » bourgeon » venant de se détacher de la plante-mère; **3**, coupe transversale du limbe au niveau d'un » bourgeon » (face supérieure) et d'un sore (face inférieure); **4**, détail de la localisation des » bourgeons »; **5**, plantule s'étant enracinée. — *W. radicans* (L.) Sm. : **6**, partie supérieure d'une fronde gemmifère un seul » bourgeon » subapical, non caduc.

subissent une inhibition ou un arrêt de stimulation, peut-être issus de corrélations ayant leur origine dans les pennes jeunes.

Dans tous les autres cas, les « bourgeons » forment des frondes et des racines alors qu'ils sont encore sur la plante-mère, sauf chez *Tectaria* et *Cystopteris bulbifera*. Chez ces deux espèces, le « bourgeon » se développe en plantule lorsqu'il est séparé de la fronde-mère. Là aussi on pourrait supposer une inhibition exercée par la fronde sur ces « bourgeons », — mais seule une expérimentation permettrait de confirmer cette interprétation.

4. PROBLÈMES CHOROLOGIQUES

Les Fougères gemmifères sont particulièrement abondantes dans les régions tropicales et surtout dans les régions humides (forêt dense tropicale, ravins, bas-fonds, forêts montagnardes tropicales soumises aux brouillards). Le rôle de l'humidité se révèle également au niveau de l'individu : dans les forêts montagnardes de l'Ouest Africain, *Asplenium Dregeanum*, qui vit en épiphyte et en rupicole, présente une multiplication végétative et des « flagelles » particulièrement longs dans les stations les plus humides, telles que les fonds de ravins (observations faites par R. SCHNELL).

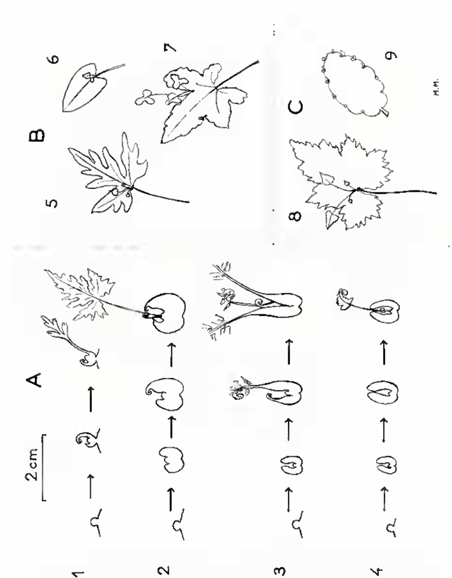
Mais il existe aussi des Fougères gemmifères dans les régions tempérées [1] et dans les régions tropicales sèches. Cette abondance de Fougères gemmifères dans les régions tropicales et humides n'est peut-être qu'une conséquence de la très grande richesse en Fougères de ces régions, — ce qui, évidemment, augmente la diversité des structures et des particularités biologiques.

Ces divers dispositifs réalisés dans le bourgeonnement épiphylle de ces Fougères, permettant, chez certaines espèces, un marcottage de la plante, chez d'autres, une dispersion des plantules épiphylles, semblent efficaces pour la propagation de l'espèce. Pourtant, la plupart des Fougères gemmifères étudiées ont une faible répartition; certaines, comme *Ctenitis Jenseniae* ou *Asplenium emarginatum*, dont les « bourgeons » sont spectaculaires, ne se trouvent que dans quelques stations, alors que certaines espèces colonisatrices, comme de nombreux *Cyclosorus* et *Nephrolepis*, à large répartition, ne sont pas gemmifères. Le bourgeonnement épiphylle n'est donc efficace que pour la dispersion à faible distance, contrairement à la reproduction par spores.

5. PROBLÈMES CYTOLOGIQUES ET ONTOGÉNIQUES

Le développement de ces bourgeons se fait en même temps que celui de la fronde-mère : sur des coupes de frondes très jeunes, encore enroulées en crosse et dont les cellules sont méristématiques, on peut voir des

1. MCVEIGH cite, entre autres, comme Fougères tempérées gemmifères : *Cystopteris bulbifera* Bernh., *Woodwardia radicans* Sm., *Osmunda regalis* L., *Camptosorus rhizophyllus* Link, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Polypodium vulgare* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn...



Pl. 14. — A — Structure schématique et tubérisation de divers types de « bourgeons » caducs (tous les schémas sont à la même échelle) : **1**, *Asplenium bulbiferum*, faible tubérisation; **2**, *Tectaria* ; forte tubérisation de la base indivise du « bourgeon » avant l'émission des 2 premières feuilles; **3**, *Diplazium* : tubérisation de la base des feuilles; **4**, *Cystopteris* : forte tubérisation de la base des 2 premières feuilles ou « cotylédons » qui ne développent pas de limbe. — B et C — Comparaison avec les Phanérogames : en haut, frondes de Fougères : **5**, *Doryopteris pedata*, **6**, *Hemionitis arifolia*, **7**, *H. palmata*; en bas, feuilles de Phanérogames : **8**, *Tolmiea Menziesii*, **9**, *Bryophyllum calycinum*.

« bourgeons » déjà formés, se présentant sous forme d'une protubérance globuleuse de quelques cellules méristématiques et pourvue d'une apicale triangulaire. Cette origine est très comparable à celle des « bourgeons » spontanés de diverses Phanérogames, qui se forment dès les premiers stades du développement de la feuille *(Bryophyllum daigremontianum, Tolmiea Menziesii)*; elle paraîtrait ainsi à opposer au cas du bourgeonnement provoqué où les bourgeons néoformés proviennent d'une dédifférenciation des tissus de la feuille (*Begonia rex* où, suivant HARTSEMA, l'ébauche caulinaire de la jeune plante se développe à partir d'un méristème issu d'une dédifférenciation de l'épiderme). Nous nous proposons, dans un travail actuellement en cours, de préciser l'ontogénèse des « bourgeons » épiphylles spontanés chez les Fougères.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

ALSTON, A. H. G. — The Ferns and the Fern-allies of West Tropical Africa. Supplement of Flora of West Tropical Africa. Londres (1959).

AVIENGNE, C. — Effets morphologiques de l'acide 2-4-D et de la colchicine sur le développement des bourgeons épiphylles de *Ceratopteris cornuta* (Beauv.) Lepr. Rev. gén. Bot. **68** : 214-233 (1961).

BEALS, C. M. — An histological study of the regenerative phenomena in plants. Ann. Missouri Bot. Gard. **10** : 369-384 (1923).

BOWER, F. O. — The comparative examination of the meristems of ferns as a phylogenetic study. Ann. Bot. **3** : 305-392 (1889).

BUVAT, R. — Recherches sur la dédifférenciation des cellules végétales. Thèse, Paris, et Ann. Sc. Nat. Botanique, 2e sér., **5** et **6** (1944-1945).

CHOUARD, P. — La multiplication végétative et le bourgeonnement chez les plantes vasculaires. Actualités scientifiques et industrielles, **134**, Paris (1934).

CHRISTENSEN, C. — Index Filicum (1906) et suppléments pour les années 1913 à 1933.

DRUERY, C. T. — Proliferous ferns. Gard. Chron. **24** : 244 (1885).

GOEBEL, K. — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig (1908).

— Pteridophyten in Organographie der Pflanzen. Iena (1918).

HARLEY, W. J. — The Ferns of Liberia. Contribution from the Gray Herbarium of Harvard University, Cambridge, Mass., U.S.A. (1955).

HARTSEMA, A. M. — Anatomische und experimentelle Untersuchungen über das Auftreten von Neubildungen an Blättern von *Begonia rex*. Rec. Trav. Bot. Neerl. **23** : 303-361 (1926).

HEINRICHER, E. — Nachträge zu meiner Studie über die Regenerationsfähigkeit der *Cystopteris*-Arten. Ber. Deut. Bot. Ges. **18** : 109-121 (1900).

HOFMEISTER, W. — Beitrage zur Kenntnis der Gefässkryptogamen. Abh. Kön. Sächs. Ges. Wiss. **3** : 603-682 (1857).

HOLTTUM, R. E. — Revised Flora of Malaya. — Ferns. Singapore (1955).

— Morphology, growth-habit and classification in the family *Gleicheniaceae*. Phytomorphology, **7**, 2 : 168-184 (1957).

HOWE, M. D. — Origin of leave and adventitious secondary roots of *Ceratopteris thalictroides*. Bot. Gaz. **92** : 326-329 (1931).

JOHNSON, M. A. — The origin of the foliar pseudo-bulbils in *Kalanchoe daigremontiana*. Bull. Torrey. Bot. Club **61** : 355-366 (1934).

KUNZE, G. — Knollenbildungen an den Ausläufern der *Nephrolepis*-Arten. Bot. Zeit. **7** : 881-884 (1849).

KUPFER, G. W. — Uber Knospenbildungen an Farnblättern. Flora, Iena **96** : 337-408 (1905).

Loeb, J. — Les bases physico-chimiques de la regénération. Trad. fr. par Mouton Paris (1926).

McVeigh, I. — Vegetative reproduction in *Camptosorus rhyzophyllus*. Bot. Gaz. **95** : 503-510 (1934).

— Apical growth of the leaves of *Camptosorus rhyzophyllus*. Am. J. Bot. **23** : 669-673 (1936).

— Vegetative reproduction of the fern sporophyte. Bot. Rev. **3** : 457-497 (1937).

Naylor, E. — The morphology of regeneration in *Bryophyllum calycinum* Salisb. Am. J. Bot. **19** : 32-40 (1932).

Penon, G. — La structure solénostélique des bourgeons adventifs d'*Asplenium dimorphum* var. *bulbiferum* Forst. et sa signification morphogénétique. C. R. Acad. Sc. Paris **249** : 153-155 (1959).

— Les phénomènes de tubérisation dans les bourgeons adventifs des Filicinées : le cas d'*Asplenium coadunatum* var. *gemmiferum* Mett. C. R. Acad. Sc. **249** : 742-744 (1959).

Peters, E. — Le bourgeonnement épiphylle chez *Bryophyllum daigremontianum*. Thèse, Louvain (1947).

Prévot, P. C. — Relation entre l'épiderme et les autres tissus de la feuille dans la néoformation des bourgeons chez *Begonia rex* Putz. Bull. Soc. Roy. Sc. Liège **7** : 288-294 (1938).

— Contribution à l'histologie des phénomènes de néoformation chez *Begonia rex* Putz. Rev. sc., Paris **86** : 275-285 (1948).

Rostowzew, S. — Die Entwicklungsgeschicht und die Keimung der Adventivknospen bei *Cystopteris bulbifera* Bernh. Ber. Deut. Bot. Ges. **12** : 45-57 (1894).

Takeuchi, K. — Studies on the development of gemmae in *Lycopodium chinense* Christ and *L. serratum* Thunb. Jap. J. Bot. **18** : 73-85 (1962).

Tardieu-Blot, M. L. — Flore générale de l'Indochine, **7**, 2 : 1-544, Paris (1939).

— Les Ptéridophytes de l'Afrique intertropicale française, in Mém. I.F.A.N. **28** (1953).

— Flore de Madagascar, 5e Famille, **1** et **2**, Mus. Nat. Hist. Nat. Paris (1958 et 1961).

Vladesco, A. — Recherches morphologiques et expérimentales sur l'embryogénie et l'organogénie des Fougères Leptosporangiées. Thèse, Paris (1934).

Wardlaw, C. W. — Experimental and analytical studies of Pteridophytes. Ann. Bot. N. S. **7, 8, 9, 11, 13, 14** (1943-1950).

Yarbrough, J. A. — Anatomical and developmental studies of the foliar embryos of *Bryophyllum calycinum*. Am. J. Bot. **19** : 443-453 (1932).

— The history of a leaf development in *Bryophyllum calycinum*. Am. J. Bot. **21** : 467-484 (1934).

— The foliar embryos of *Tolmiea Menziesii*. Am. J. Bot. **23** : 16-20 (1936).

— The foliar embryos of *Camptosorus rhizophyllus*. Am. J. Bot. **23** : 176-181 (1936).

— Regeneration in the leaf of *Sedum*. Am. J. Bot. **23** : 303-307 (1936).

Zimmermann, A. — Uber die Scheitelzelle an den Adventivknospen einiger Farnarten. Bot. Centralb. **6** : 175-176 (1881).